ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 38, 6, 2004

УДК 576.895.421

ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ СВЯЗИ ВИДОВ РОДА HYALOMMA KOCH, 1844 (ACARI, IXODIDAE) И ИХ СВЯЗЬ С МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫМ ПРОЦЕССОМ

© Д. А. Апанаскевич

Проанализированы особенности паразито-хозяинных связей видов рода *Hyalomma* мировой фауны. Установлены эволюционные тенденции этих связей в пределах рода, подродов и групп близкородственных видов. Отмечена роль динамики хозяинных связей в микроэволюционном процессе.

Прежде чем обсудить паразито-хозяинные связи видов рода *Hyalomma* Koch, 1844, необходимо рассмотреть существующие гипотезы возникновения этих связей иксодовых клещей в целом.

Существует несколько точек зрения на то, какая таксономическая группа хозяев исходная для иксодид. Ведущие иксодологи мира рассматривали в качестве таковых главным образом либо рептилий, либо млекопитающих.

Аргументы в пользу первичности связей иксодид с рептилиями впервые привел Шульце (Schulze, 1937). Следующим, кто придерживался этой гипотезы, был Хугстраал (Hoogstraal, 1978; Hoogstraal, Kim, 1985). Согласно его взглядам первичными хозяевами иксодид являлись позднепалеозойские или раннемезозойские рептилии. По его мнению, подсем. Amblyomminae Banks, 1907 распадается на несколько подсемейств: Amblyomminae, в объеме Neveu-Lemaire, 1938 (роды *Amblyomma* Koch, 1844 и *Aponomma* Neumann, 1899), Haemaphysalinae Hoogstraal et Aeschlimann 1982 (род *Haemaphysalis* Koch, 1844) и Hyalomminae Hoogstraal et Aeschlimann, 1982 (род *Hyalomma*) первоначально были связаны с рептилиями. Основным критерием для утверждения первичности связей иксодид с рептилиями являлась предполагаемая большая древность этой группы клещей.

Согласно альтернативной точке зрения, высказанной впервые Померанцевым (1937, 1948), первичными хозяевами иксодид были однопроходные и сумчатые млекопитающие. Свою гипотезу Померанцев основывал на фактах по морфологии и экологии иксодид. На первичность связей подсем. Ixodinae Murray, 1877 с млекопитающими указывает Филиппова (1977).

Несколько иную позицию на первичность группы хозяев высказали Кломпен с соавторами (Klompen et al., 1996; Klompen et al., 1997). Во-первых, они соглашаются с Балашовым (1982) о преимущественно экологической специфичности иксодовых клещей и отсутствии филогенетической специфичности. Эти авторы акцентируют внимание на поликсенности большего числа видов иксодид, т. е. их утверждение основывается на принципиально других позициях, нежели у Хугстраала, утверждавшего о специфичности к определенной филогенетической группе хозяев большинства Ixodidae Murray, 1877 (Hoogstraal, Aeschlimann, 1982). Проведенное Кломпеном и соавторами исследование показало положительную корреляцию между числом таксонов хозяев и числом сборов: чем больше сборов, тем больше число таксонов хозяев для видов клещей, считавшихся моно- или олигоксенными. Их филогенетические древа, построенные на основании кладистического анализа морфологических и молекулярных данных, указывают на то, что в основании группы Metastriata (=Amblyomminae Banks, 1907) находятся представители родов *Aponomma* и *Amblyomma*, паразитирующие на современных рептилиях. Американские авторы тем не менее утверждают об исходной поликсенности иксодовых клещей, а наблюдаемые на сегодняшний день случаи хозяинной специализации являются следствием экологической изоляции хозяев. Точка зрения Кломпена с соавторами на первичность широких хозяинных связей иксодовых клещей является более обоснованной. По крайней мере она избегает тех трудностей, которые возникают при утверждении о первичности какой-то определенной группы позвоночных в качестве хозяев.

Что касается рода *Hyalomma*, то данные Кломпена с соавторами о положении данного рода в системе подсемейства (наиболее филогенетически близкие рода *Nosomma* Schulze, 1919 и *Rhipicephalus* Koch, 1844) и об эволюционной молодости данного рода полностью совпадают с представлениями Филипповой (1997). Предположение об исходной поликсенности иксодид, как нам представляется, наиболее приемлемо при рассмотрении эволюции хозяинных связей видов рода *Hyalomma*.

Хозяинные связи видов рода *Hyalomma*

Виды рода *Hyalomma* используют в качестве прокормителей представителей классов пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, причем подавляющая масса видов на разных фазах жизненного цикла связана с млекопитающими.

Виды рода *Hyalomma* имеют ограниченные связи с классом пресмыкающихся. Черепахи сем. Testudinidae являются главными прокормителями половозрелой фазы *H. aegyptium* (Linnaeus, 1758) (подрод *Hyalomma* s. str.) (коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Hoogstraal, 1956). Находки имаго на млекопитающих и птицах единичны и носят случайный характер. Преимагинальные фазы этого вида также паразитируют на наземных черепахах, но в свете выявленных нами фактов, черепахи, по всей видимости, не являются их главными хозяевами. Весьма широко личинки и нимфы паразитируют на птицах и мелких млекопитающих (грызуны и зайцеобразные) (коллекция ЗИН РАН; Hoogstraal, Kaiser, 1960; Hoogstraal et al., 1963, 1964). Все фазы развития этого вида также единично встречаются на ящерицах (Hoogstraal, Kaiser, 1960).

Главными прокормителями неполовозрелых фаз *H.* (*E.*) *franchinii* Tonelli-Rondelli, 1932 считаются ящерицы, но имеются находки также на грызунах (Hoogstraal, Kaiser, 1958). Как нам представляется, выявленная приуроченность личинок и нимф к ящерицам — следствие единичности сборов. Скорее всего, неполовозрелые фазы *H. franchinii* обладают широким кругом хозяев.

Неполовозрелые фазы некоторых других видов подрода *Euhyalomma* Filippova, 1984 также по единичным находкам известны с пресмыкающихся (Hoogstraal, 1956), но для них эти хозяева, по-видимому, случайные.

Птицы разных таксономических групп — главные хозяева неполовозрелых фаз *H.* (*E.*) *marginatum* Koch, 1844 (коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Hoogstraal, 1956). Выбор хозяина-птицы определяется в первую очередь ее доступностью. Наиболее доступны для паразитирования птицы, гнездящиеся или собирающие корм на земле. Но также заражаются птицы, мало связанные с землей, например, ласточки.

Кроме неполовозрелых фаз *H. marginatum*, нимфы и личинки *H. aegyptium*, судя по коллекционным сборам ЗИН РАН, также широко используют в качестве прокормителей птиц. Для всех остальных видов рода *Hyalomma* как на половозрелой фазе, так и на неполовозрелых фазах, птицы относятся к случайным хозяевам.

Млекопитающие двух отрядов — Artiodactyla Owen, 1848 и Perissodactyla Owen, 1848 — служат главными прокормителями взрослых клещей большинства видов рода *Hyalomma* (подродов *Euhyalomma* и *Hyalommina* Schulze, 1919) (коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Hoogstraal, 1956). Выделить таксоны хозяев более низкого ранга, характерные для определенных видов, удается крайне редко, чаще это сделать сложно, а подчас невозможно. Так, например, главными прокормителями имаго *H.* (*E.*) *dromedarii* и *H.* (*E.*) *schulzei* служат представители сем. Camelidae Gray, 1821 (коллекция ЗИН РАН; Hoogstraal, 1956; Hoogstraal et al., 1981). Фактически, обладая экологической специфичностью, взрослые клещи могут использовать в качестве прокормителя любое доступное крупное млекопитающее. К числу крупных млекопитающих, выступающих в качестве прокормителей, относятся также представители сем. Elephantidae Gray, 1821, отрядов Tubulidentata Huxley, 1872 и Carnivora Bowdich, 1821 (Hoogstraal, 1956). Кроме того, иногда взрослые клещи обнаруживаются на представителях отрядов Rodentia Bowdich, 1821, Lagomorpha Brandt, 1855, Primates Linnaeus, 1758 и сем. Erinaceidae Fischer, 1814 (коллекция ЗИН РАН; Hoogstraal, 1956). Грызунов, зайцеобразных, приматов и ежей следует считать случайными хозяевами половозрелой фазы.

На настоящее время, в связи с резким сокращением подавляющего большинства видов диких копытных и массовым развитием животноводства в Северной Африке, Южной Европе, Передней, Средней и Центральной Азии, главными хозяевами взрослых клещей многих видов рода *Hyalomma* являются одомашненные представители парно- и непарнокопытных: виды родов *Bos* Linnaeus, 1758, *Bubalus* Smith, 1827, *Camelus* Linnaeus, 1758, *Capra* Linnaeus, 1758, *Ovis* Linnaeus, 1758 и *Equus* Linnaeus, 1758.

На преимагинальных фазах наблюдается приуроченность видов к разным группам хозяев. Условно все виды рода, паразитирующие на преимагинальных фазах на млекопитающих, можно разделить на тех, которые используют в качестве прокормителей мелких млекопитающих и тех, которые, как и взрослые клещи, используют в качестве прокормителей крупных и/или средних млекопитающих.

Мелкие млекопитающие — Rodentia, Lagomorpha и Erinaceidae — главные прокормители нимф и личинок *H.* (*E.*) *albiparmatum* Schulze et Schlottke, 1930, *H.* (*Hmn.*) *arabica* Pegram, Hoogstraal et Wassef, 1982, *H.* (*E.*) *asiaticum* Schulze et Schlottke, 1930, *H.* (*Hmn.*) *brevipunctata* Sharif, 1928, *H.* (*E.*) *excavatum* Koch, 1844, *H.* (*Hmn.*) *hussaini* Sharif, 1928, *H.* (*E.*) *impeltatum* Schulze et Schlottke, 1930, *H.* (*E.*) *impressum* Koch, 1844, *H.* (*Hmn.*) *kumari* Sharif, 1928, *H.* (*E.*) *lusitanicum* Koch, 1844, *H.* (*E.*) *nitidum* Schulze, 1919, *H.* (*Hmn.*) *rhipicephaloides* Neumann, 1901, *H.* (*E.*) *schulzei* Olenev, 1931, *H.* (*E.*) *truncatum* Koch, 1844 (коллекция ЗИН РАН; Hoogstraal et al., 1967, 1981; Колонин, 1983; Diab et al., 1985; Geeverghese, Dhanda, 1987; Филиппова и др., 1995). Кроме того, эти 3 группы хозяев широко используются в качестве прокормителей преимагинальными фазами *H.* (*H.*) *aegyptium* (также прокармливается на черепахах и птицах). На грызунах обнаружены нимфы *H.* (*E.*) *franchinii* (также паразитируют на ящерицах), а также являются обычными, наряду с птицами, хозяевами *H.* (*E.*) *marginatum.* Для последних 3 видов выделить главных хозяев преимагинальных фаз среди используемых (млекопитающие, птицы или рептилии) затруднительно из-за слабой разработки этого аспекта применительно к ним.

Крупные и средние млекопитающие-хозяева взрослых клещей — Artiodactyla и Perissodactyla, выступают в качестве главных прокормителей преимагинальных фаз *H.* (*E.*) *dromedarii* Koch, 1844, *H.* (*E.*) *anatolicum* Koch, 1844 и *H.* (*E.*) *scupense* Schulze, 1918. Представители рода *Camelus* — главные прокормители для нимф и личинок *H. dromedarii*, в то время как виды родов *Bos* и *Equus* — главные хозяева неполовозрелых фаз *H. anatolicum* и *H. scupense* (коллекция ЗИН РАН; Померанцев, 1950; Hoogstraal, 1956).

Хозяева преимагинальных фаз неизвестны для восточноафриканских видов *H.* (*E.*) *erythraeum* Tonelli-Rondelli, 1932 и *H.* (*Hmn.*) *'punt* Hoogstraal, Kaiser et Pedersen, 1969.

Таким образом, нельзя не отметить все же существующую определенную таксономическую специализацию к крупным таксонам хозяев, имаго *H. aegyptium* к наземным черепахам, личинок и нимф *H. marginatum* к птицам, всех фаз остальных видов к млекопитающим.

Паразито-хозяинные связи как один из факторов микроэволюционного процесса

Проанализируем роль хозяинных связей видов рода *Hyalomma* в микроэволюционном процессе.

Все представители подрода *Hyalommina* (*H. arabica*, *H. brevipunctata*, *H. hussaini*, *H. kumari*, *H. rhipicephaloides* и *H. 'punt*) сходны в своих паразито-хозяинных связях (статус *H. hystricis* Dhanda et Raja, 1974, по нашему мнению, нуждается в уточнении и мы исключаем его из рассмотрения). Половозрелая фаза паразитирует на крупных млекопитающих, неполовозрелые фазы используют в качестве прокормителей мелких млекопитающих (за исключением *H. 'punt*, у которого неполовозрелые фазы и их хозяева неизвестны). Все изученные на предмет типа цикла развития представители этого подрода (*H. brevipunctata*, *H. hussaini* и *H. kumari*) обладают треххозяинным циклом. Таким образом, в пределах данного подрода мы наблюдаем определенный консерватизм в эволюции хозяинных связей — все изученные виды обладают типичной для рода схемой связей с прокормителями. Данная стабильность сочетается в дизъюнктивностью ареала подрода и весьма ограниченным распространением каждого вида, что не свойственно остальным представителям рода *Hyalomma.* Распространение *H. brevi'punctata*, *H. hussaini* и *H. kumari* ограничено практически только Индией, а *H. arabica*, *H. rhipicephaloides* и *H. 'punt* встречаются в северо-восточной Африке и западной части Передней Азии (Pegram et al., 1982; Колонин, 1983).

В пределах подрода *Euhyalomma*, напротив, наблюдается разнообразие предпочтительных хозяев для преимагинальных фаз и все возможные типы жизненных циклов. Интересно рассмотреть эволюцию хозяинных связей внутри групп близкородственных видов.

В группу «*asiaticum*» мы включаем следующие виды и подвиды: *H. asiaticum asiaticum* Schulze et Schlottke, 1930, *H. asiaticum caucasicum* Pomerantzev, 1940, *H. asiaticum kozlovi* Olenev, 1931, *H. dromedarii*, *H. schulzei* и *H. impeltatum*. Вероятно, в эту же группу видов следует включить *H. erythraeum*. Данная группа видов адаптирована к обитанию в наиболее сухих и жарких стациях ареала рода, что отразилось и на выборе, а точнее доступности определенных таксономических групп хозяев. Половозрелая фаза всех видов паразитирует на крупных млекопитающих, причем главными хозяевами следует рассматривать верблюдов, изначально, по всей видимости, диких, а затем одомашненных. Преимагинальные фазы 3 видов *H. asiaticum*, *H. schulzei* и *H. impeltatum* (хозяева неполовозрелых фаз *H. erythraeum* неизвестны) паразитируют на мелких млекопитающих (грызунах, ежах и зайцеобразных). Следует отметить тесную связь преимагинальных фаз *H. asiaticum* и *H. impeltatum* с песчанками. Преимагинальные фазы *H. dromedarii* используют в качестве прокормителей тех же хозяев, что и взрослые клещи, т. е. верблюдов. *H. asiaticum*, *H. impeltatum* и *H. erythraeum* обладают треххозяинным циклом развития, т. е. эволюционно исходным (Бердыев, 1980; Hoogstraal et al., 1981). *H. schulzei* в лабораторных условиях вел себя как двуххозяинный вид (Al-Asgah, 1992). Цикл развития *H. dromedarii* в различных климатических условиях происходит как трех-, двух- или однохозяинный, причем основным считается двуххозяинный (Бердыев, 1980). Таким образом, внутри данной группы 2 вида более эволюционно продвинутые в своих связях с хозяевами. У *H. schulzei* происходит сокращение цикла развития до двуххозяинного и вместе с тем упрочнение трофических связей преимагинальных фаз с мелкими млекопитающими. Преимагинальные фазы *H. dromedarii* перешли к питанию на хозяев имагинальной фазы, при этом цикл также сократился до двуххозяинного или даже однохозяинного.

В группу «*anatolicum*» мы включаем следующие виды и подвиды: *H. anatolicum*, *H. excavatum*, *H. franchinii* и *H. lusitanicum*. Половозрелая фаза этих видов, как и всех остальных видов подрода *Euhyalomma*, паразитирует на крупных копытных, причем, судя по коллекционным данным, главным образом на крупном рогатом скоте. Преимагинальные фазы *H. excavatum*, *H. franchinii* и *H. lusitanicum* паразитируют на мелких млекопитающих и рептилиях. Личинки и нимфы *H. anatolicum* перешли к паразитированию на крупных копытных, т. е. хозяевах взрослых клещей. Все виды могут развиваться по треххозяинному циклу (цикл развития *H. lusitanicum* не изучен). *H. anatolicum* и *H. excavatum*, кроме этого, могут развиваться и по двуххозяинному циклу (Hoogstraal et al., 1981). В данной группе мы наблюдаем те же эволюционные тенденции по отношению к хозяевам, что и в группе «*asiaticum*». А именно, у преимагинальных фаз *H. excavatum* сохраняются и упрочняются связи с мелкими млекопитающими, а преимагинальные фазы *H. anatolicum* перешли к паразитированию на хозяевах взрослой фазы при общей тенденции сокращения числа встреч с хозяином.

В группу «*marginatum*» включается 1 исключительно полиморфный вид — *H. marginatum*, представленный 4 подвидами: *H. m. marginatum* Koch, 1844, *H. m. turanicum* Pomerantzev, 1946, *H. m. rufipes* Koch, 1844 и *H. m. isaaci* Sharif, 1928. Половозрелая фаза питается на крупных копытных. Неполовозрелые же фазы в ходе эволюции адаптировались к питанию на птицах, хотя сохраняются тесные связи с зайцеобразными (сем. Leporidae). Кроме того, всем подвидам этого вида свойствен двуххозяинный цикл развития (Померанцев, 1950; Hoogstraal et al., 1981; Geeverghese, Dhanda, 1987). Таким образом, стратегия данного вида, по-видимому, была направлена на упрочнение связей преимагинальных фаз с птицами, что позволило широко расселиться данному виду по всей Африке, Южной Европе, Передней, Средней и Центральной Азии.

Группа «*scupense*» также представлена единственным видом — *H. scupense*. Все фазы жизненного цикла данного вида питаются только на крупных копытных. В пределах этого вида существуют 2 расы: двуххозяинная и однохозяинная (Померанцев, 1950; Hoogstraal, 1956; Филиппова, 2003). Питание на высокоподвижных хозяевах, а также сокращенный жизненный цикл позволил расселиться этому виду дальше других видов подрода и рода на север (Нижнее Поволжье).

В группу «*impressum*» мы включаем 4 вида: *H. impressum*, *H. truncatum*, *H. albiparmatum* и *H. nitidum*, причем таксономический ранг 2 последних видов нуждается в уточнении (не исключена их принадлежность к *H. truncatum*). Для *H. impressum* и *H. truncatum* характерна типичная схема хозяинных связей для рода — половозрелая фаза паразитирует на крупных млекопитающих (главным образом копытные), неполовозрелые фазы паразитируют на мелких млекопитающих. Этим видам свойствен треххозяинный жизненный цикл (Hoogstraal, 1979; Hoogstraal et al., 1981).

Эволюция хозяинных связей видов рода *Hyalomma*

Попытаемся представить исходных хозяев представителей рода *Hyalomma*. Хугстраал рассматривал паразитизм *H. aegyptium* на черепахах сем. Testudinidae Batsch, 1877 как очень древние и первичные взаимоотношения (Hoogstraal, 1978). Большинство авторов, сторонников первичности связей с млекопитающими, склонялись к вторичности этих связей (Померанцев, 1937).

С нашей точки зрения, представления о паразито-хозяинных связях *H. aegyptium* можно построить следующим образом. Как показано выше, большинство видов рода имеют треххозяинный жизненный цикл и на всех фазах жизненного цикла связаны с млекопитающими. *H. aegyptium* — единственный вид рода *Hyalomma*, связанный с рептилиями, причем черепахи — главные хозяева только половозрелой фазы. Личинки и нимфы этого вида обладают широким спектром хозяев среди рептилий, птиц и млекопитающих, что, по мнению Кломпена с соавторами (Klompen et al., 1996), можно рассматривать, как исходное состояние. Такая олигоксенность имаго, с позиций американских авторов, должна рассматриваться, как вторичная.

Палеогенез хозяинных связей *H. aegyptium* с наземными черепахами представляется следующим образом. В конце миоцена—начале плиоцена укрепляются территориальные связи Аравийского п-ова с Передней и Средней Азией и на Азиатском материке формируются аридные ландшафты, занявшие территорию более широкую, чем они занимают теперь, достигая 50° с. ш. (Синицын, 1965).

Черепахи сем. Testudinidae возникли и эволюционировали, начиная по крайней мере с нижнего миоцена. В позднем миоцене—раннем плиоцене бурно эволюционируют представители парно- и непарнокопытных. При этом черепахи сем. Testudinidae сопутствовали гиппарионовой фауне в открытых и полуоткрытых биотопах семиаридных ландшафтов позднего миоцена—плиоцена (Синицын, 1965, 1967). Соответственно связи с копытными и черепахами предковых и даже рецентных видов рода *Hyalomma* могли формироваться примерно в одно и то же время.

Таким образом, как нам представляется, паразитирование *H. aegyptium* на черепахах — явление довольно молодое. Во-первых, преимагинальные фазы сохранили поликсенность. Во-вторых, олигоксенность половозрелой фазы представляется следствием специализации, что для иксодид вторично. Причины этой специализации, скорее всего, кроются в уходе от конкуренции с другими видами рода, паразитирующими на копытных, тем более что черепахи многочисленны и легко доступны. В-третьих, черепахи сем. Testudinidae представляются весьма молодой группой рептилий, формировавшейся уже в эпоху, когда шла радиация предков рецентных копытных. В-четвертых, если рассмотреть хозяинные отношения в наиболее филогенетических близких родах — *Nosomma*, *Rhipicephalus* и *Margaropus* Karsch, 1897, то мы не найдем среди них ни одного вида, для которого рептилии служили бы в качестве главных, дополнительных или даже случайных хозяев. Эти факты косвенно свидетельствуют в пользу вторичной природы олигоксенных связей *H. aegyptium* с черепахами, возникшими при радиации рода *Hyalomma*.

Подавляющая часть видов рода связана с млекопитающими, и для видов рода *Hyalomma* их можно рассматривать в качестве первичных хозяев. Вопрос в том, какая группа млекопитающих могла быть исходной в качестве хозяев для видов рода *Hyalomma*. Так как иксодидам свойственна экологическая специфичность, а не филогенетическая (Балашов, 1982, 2001), то, очевидно, что исходно виды рода паразитировали на широком круге млекопитающих.

По всей видимости, исходно хозяевами были примитивные мелкие млекопитающие (таксономический состав не важен). У большей части видов при исходно треххозяинном жизненном цикле личинки и нимфы сохранили широкий круг мелких млекопитающих в качестве прокормителей. Следующим моментом эволюции видов рода *Hyalomma* является переход половозрелой фазы к паразитированию на крупных, «бездомных» млекопитающих (копытные), что у некоторых видов сопровождалось сокращением числа встреч с прокормителем. При сокращенном цикле (двух- или однохозяинном) преимагинальные фазы питаются на крупных млекопитающих (копытные). Так как сокращение цикла развития является прогрессивной чертой, то и паразитирование преимагинальных фаз на крупных млекопитающих также является прогрессивным. Следовательно, можно предположить, что личинки и нимфы большинства видов сохранили более примитивные связи с мелкими млекопитающими, при этом такие виды имеют исходный треххозяинный цикл развития. На настоящий момент отсутствуют виды рода *Hyalomma*, которые на половозрелой фазе использовали бы мелких млекопитающих в качестве прокормителей (питание на мелких млекопитающих половозрелой фазы носит случайный характер).

Автор выражает искреннюю признательность главному научному сотруднику ЗИН РАН, доктору биологических наук Н. А. Филипповой за ценные критические замечания в процессе работы над статьей.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49664) и Министерства науки по поддержке научных школ (грант № 1664-2003.4).

Список литературы

Балашов Ю. С. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 318 с.

Балашов Ю. С. Специфичность паразито-хозяинных связей членистоногих с наземными позвоночными // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 6. С. 473—489.

Бердыев А. Экология иксодовых клещей Туркменистана и их роль в эпизоотологии природо-очаговых болезней. Ашхабад, 1980. 281 с.

Колонин Г. В. Мировое распространение иксодовых клещей. М.: Наука, 1983. 120 с.

Померанцев Б. И. О паразитических адаптациях у Ixodoidea (Acarina) // Изв. АН СССР. 1937. Т. 4. С. 1423—1436.

Померанцев Б. И. К построению системы Ixodoidea (Acarina, Parasitiformes) // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1948. Т. 9. С. 13—38.

Померанцев Б. И. Иксодовые клещи (Ixodidae) // Фауна СССР. Паукообразные. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 4, вып. 2. 224 с.

Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. Т. 1. 166 с.

Синицын В. М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1967. 231 с.

Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем Ixodinae // Фауна СССР. Паукообразные. Л.: Наука, 1977. Т. 4, вып. 4. 393 с.

Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae // Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. СПб.: Наука, 1997. Т. 4, вып. 5. 436 с.

Филиппова Н. А. Переисследование типовых серий Hyalomma scupense Schulze, 1918 и H. detritum Schulze, 1919 (Acari: Ixodidae) в связи с вопросом микроэволюции в пределах этого рода // Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 6. С. 455—461.

Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. Таксономическая структура политипического вида Hyalomma asiaticum (Ixodidae). Первый опыт использования баз данных по морфометрии // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 2. С. 65—81.

Al-Asgah N. A. Biology of Hyalomma schulzei (Acari: Ixodidae) on rabbits under laboratory conditions // Journ. Med. Ent. 1992. Vol. 29, N 1. P. 19—24.

Diab F. M., Hoogstraal H., Wassef H. Y., Al Khalifa M. S., Al Asgah N. A. Hyalomma (Hyalommina) arabica: nymphal and larval identity and spiny mouse hosts in Saudi Arabia (Acarina: Ixodoidea: Ixodidae) // Journ. Parasit. 1985. Vol. 71, N 5. P. 630—634.

Geeverghese G., Dhanda V. The Indian Hyalomma ticks (Ixodoidea: Ixodidae) // New Delhi: Publications and information division, Indian Council of agricultural research, Krishi Anusandhan Bhavan. 1987. 119 p.

Hoogstraal H. African Ixodoidea. 1. Ticks of the Sudan (with special reference to Equatoria Province and with preliminary reviews of the genera Boophilus, Margaropus, and Hyalomma). Washington, D. C. 1956. 1101 p.

Hoogstraal H. Biology of ticks // Tick-borne diseases and their vectors. Proc. Int. Conf., ed. JKH Wilde. Edinburgh: Univ. Edinburgh, 1978. P. 3—14.

Hoogstraal H. The epidemiology of tick-borne Crimean-Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe, and Africa // Journ. Med. Ent. 1979. Vol. 15, N 4. P. 307—417.

Hoogstraal H., Aeschlimann A. Tick-host specificity // Bull. Soc. Entomol. Suisse. 1982. Vol. 55, N 1. P. 5—32.

Hoogstraal H., Kaiser M. N. Observations on Egyptian Hyalomma ticks (Ixodoidea, Ixodidae). 4. Identity, distribution, and hosts of H. franchinii Tonelli-Rondelli (new combimation). Systematic status of H. tunesiacum Sc. et Sc. and its subspecies // Ann. Ent. Soc. Am. 1958. Vol. 51, N 4. P. 397—400.

Hoogstraal H., Kaiser M. N. Some host relationships of the tortoise tick, Hyalomma (Hyalommasta) aegyptium (L.) (Ixodoidea, Ixodidae) in Turkey // Ann. Ent. Soc. Am. 1960. Vol. 53, N 4. P. 457—458.

Hoogstraal H., Kaiser M. N., Ormsbee R. A., Osborn D. J., Helmy I., Gaber S. Hyalomma (Hyalommina) rhipicephaloides Neumann (Ixodoidea: Ixodidae): its identity, hosts, and ecology, and Rickettsia conori, R. prowazeki, and Coxiella burneti infections in rodent hosts in Egypt // Journ. Med. Ent. 1967. Vol. 4, N 4. P. 391—400.

Hoogstraal H., Kaiser M. N., Traylor M. A., Guindy E., Gaber S. Ticks (Ixodoidea) on birds migrating from Europe and Asia to Africa, 1959—1961 // Bull. Wld Hlth Org. 1963. Vol. 28. P. 235—262.

Hoogstraal H., Kim K. C. Tick and mammal coevolution, with emphasis on Haemaphysalis // Coevolution of parasitic arthropods and mammals / Ed. by K. C. Kim. New York: Wiley & Sons, 1985. P. 505—568.
Hoogstraal H., Traylor M. A., Gaber S., Malakatis G., Guindy E., Helmy I. Ticks (Ixodidae) on migrating birds in Egypt, spring and fall 1962 // Bull. Wld Hlth Org. 1964. Vol. 30. P. 355—367.
Hoogstraal H., Wassef H. Y., Büttiker W. Ticks (Acarina) of Saudi Arabia. Fam. Argasidae, Ixodidae // Fauna of Saudi Arabia. 1981. Vol. 3. P. 25—110.
Klompen J. S. H., Black IV W. C., Keirans J. E., Oliver J. H. Evolution of ticks // Ann. Rev. Entomol. 1996. Vol. 41. P. 141—161.
Klompen J. S. H., Oliver J. H., Keirans J. E., Homsher P. J. A re-evaluation of relationships in the Metastriata (Acari: Parasitiformes: Ixodidae) // Syst. Parasitol. 1997. Vol. 38. P. 1—24.
Pegram R. G., Hoogstraal H., Wassef H. Y. Hyalomma (Hyalommina) arabica sp. n. parasitizing goats and sheep in the Yemen Arab Republic and Saudi Arabia // Journ. Parasitol. 1982. Vol. 68, N 1. P. 150—156.
Schulze P. Trilobita, Xiphosura, Acarina. Eine morphologische Untersuchungen uber Plangleicheit zwischen Trilobiten und Spinentieren // Z. Morphol. Okol. Tiere. 1937. Vol. 32, N 2. S. 181—226.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 7 VII 2004

HOST-PARASITE RELATIONSHIPS OF THE GENUS HYALOMMA KOCH, 1844 (ACARI, IXODIDAE) AND THEIR CONNECTION WITH MICROEVOLUTIONARY PROCESS

D. A. Apanaskevich

Key words: Ixodidae, *Hyalomma* host-parasite relationships.

SUMMARY

Host-parasite relationships of *Hyalomma* species of the world fauna are analyzed. The majority of species infests predominately various mammals. Birds and reptiles are used as preferred hosts by several *Hyalomma* species, and only on certain stage: adults of *H. aegyptium* parasitize tortoises; immature stages of *H. marginatum* parasitize birds. It is hypothesized that relationships of *H. aegyptium* adults (subgenus *Hyalomma* s. str.) with reptiles are secondarily in origin. Immature stages of *H. aegyptium* retain the primary wide diapason of hosts, which are various small mammals, birds and reptiles. The life cycle of this species is the three-host type that is considered as a primary type in ixodid ticks. A typical scheme of relationships with their hosts in all well-examined *Hyalommina* species has following features: the adult stage parasitize large and medium sized mammals, immature stages parasitize small mammals, three-host life cycle. A variety of preferred hosts and types of life cycle is observed in the subgenus *Euhyalomma*. All species of this subgenus can be arranged into two groups. In the first group, the immature stages infest only small mammals and birds, and the adults parasitize large mammals; this type of host preferences is probably primary host-parasite relationships of *Hyalomma*. This group includes: *H. albiparmatum*, *H. asiaticum*, *H. excavatum*, *H. franchinii*, *H. impeltatum*, *H. impressum*, *H. lusitanicum*, *H. marginatum*, *H. nitidum*, *H. schulzei*, and *H. truncatum*. *Hyalomma marginatum* and *H. schulzei* are two-host species; *H. excavatum* is two- or three-host tick. All the remaining species (except *H. albiparmatum*, which life cycle is unknown) are three-host ticks. In the second group, the immature stages as well as the adult stage parasitize large mammals. This group includes: *H. dromedarii*, *H. anatolicum*, and *H. scupense*. These species are two- or one-host ticks.